



PATRONES DE DEPÓSITO DE POLEN SOBRE EL CUERPO DE LOS POLINIZADORES EN COMUNIDADES ESFINGÓFILAS DE ARGENTINA SUBTROPICAL

Marcela Moré, Santiago Benitez-Vieyra, Alicia N. Sérsic & Andrea A. Cocucci

Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), CONICET y Universidad Nacional de Córdoba, Casilla de Correo 495, 5000 Córdoba, Argentina; mmore@efn.uncor.edu (autor corresponsal).

Abstract. Moré, M.; S. Benitez-Vieyra, A. N. Sérsic & A. A. Cocucci. 2014. Pollen deposition patterns onto the pollinators' body in sphingophilous communities of subtropical Argentina. *Darwiniana*, nueva serie 2(1): 174-196.

Plant species that coexist and share pollinators may experience inter-specific competition for pollinator service or interference of improper pollen. To avoid the latter, plant species may use different areas of the pollinators' body to deposit their pollen, either by different floral architectures or by different floral lengths. We evaluate here the existence of this pattern of differential use of body areas of pollinators in 33 sphingophilous communities of subtropical Argentina. We use null models to evaluate if the plants deposit the pollen overdispersed relative to what would be expected by chance either in different body parts or at different heights in the proboscis of hawkmoth pollinators. We found that 42 native plant species are pollinated by hawkmoths in subtropical Argentina. We observed a significant and positive correlation between the operative length –i.e. the distance between anthers and stigma from nectar– of the flowers and the mean length of the proboscis of hawkmoth pollinators. However, both the average diversity of pollen deposition sites and the average difference of operative length between sphingophilous plant species present in the same community were not significantly different than expected under a null model. When analyzing the results in individual communities, nine communities showed a diversity of pollen deposition sites significantly higher than expected by chance and two communities showed a difference in the operative length greater than expected by chance. These results suggest that other factors such as the degree of generalization in pollination, phenology and / or the use of distinctive floral signals may be avoiding competition for pollinators between coexisting plants species.

Keywords. Flower morphology; hawkmoth pollination; plant-pollinator morphological fit; sphingophily; subtropical Argentina.

Resumen. Moré, M.; S. Benitez-Vieyra, A. N. Sérsic & A. A. Cocucci. 2014. Patrones de depósito de polen sobre el cuerpo de los polinizadores en comunidades esfingófilas de Argentina subtropical. *Darwiniana*, nueva serie 2(1): 174-196.

Las especies de plantas que coexisten y comparten agentes polinizadores pueden experimentar competencia interespecífica por el servicio de los polinizadores o por interferencia de polen impropio. Para evitar esto último, las especies de plantas pueden utilizar diferentes áreas del cuerpo de los polinizadores para depositar su polen, ya sea mediante diferentes arquitecturas florales o diferentes longitudes florales. Evaluamos aquí la existencia de este patrón de utilización diferencial del área corporal de los polinizadores en 33 comunidades esfingófilas de Argentina subtropical. Utilizamos modelos nulos para evaluar si las plantas depositan el polen de manera más dispersa que lo esperado por azar ya sea en diferentes partes del cuerpo o a diferentes alturas en la probóscide de los esfingidos polinizadores. Hallamos que 42 especies de plantas nativas son polinizadas por esfingidos en Argentina subtropical. Observamos una correlación positiva y significativa entre la longitud operativa –i.e. la distancia que separa las anteras y el estigma del néctar– de las flores y la longitud media de la probóscide de los esfingidos polinizadores. Sin embargo, tanto la diversidad promedio de sitios de depósito de polen como la diferencia promedio de la longitud operativa entre especies de plantas esfingófilas presentes en la misma comunidad no difirieron significativamente de lo esperado bajo un modelo nulo. Al analizar los resultados en las comunidades individuales, nueve comunidades presentaron una diversidad de sitios de depósito de polen

significativamente mayor que lo esperado por azar y dos comunidades presentaron una diferencia en la longitud operativa mayor a la esperada por azar. Estos resultados sugieren que otros factores, como el grado de generalización en la polinización, la fenología y/o la utilización de señales florales distintas, podrían estar evitando la competencia por polinizadores entre especies de plantas coexistentes.

Palabras clave. Ajuste morfológico planta-polinizador; Argentina subtropical; esfingofilia; morfología floral; polinización por esfingidos.

INTRODUCCIÓN

Las plantas que coexisten en una comunidad y comparten vectores de polen pueden experimentar competencia interespecífica tanto por el servicio de los polinizadores como por interferencia de polen impropio en los estigmas. En este último caso se ven afectadas tanto la especie dadora, que desperdicia polen al colocarlo sobre estigmas de otras especies (Murcia & Feisinger, 1996), como la especie receptora, que limita la fertilización de sus óvulos al congestionarse los estigmas con polen impropio (Campbell, 1985). Así, la utilización diferencial del cuerpo de los polinizadores para el depósito de polen permite que distintas plantas utilicen los mismos vectores disminuyendo la interferencia (Stebbins 1970). Este fenómeno de aislamiento espacial en la localización del polen sobre diferentes regiones del cuerpo del polinizador o a diferentes alturas en sus aparatos bucales, surgiría como consecuencia de un desplazamiento de caracteres en especies de plantas que coexisten en una comunidad, y ha sido propuesto en diversos sistemas planta-polinizador (Nilsson et al., 1987; Grant, 1992; Buzato et al., 2000; Ollerton et al., 2003). Así, este desplazamiento de caracteres conduciría a que las especies de plantas presenten una diversidad de sitios de depósito de polen mayor a la esperada por azar (Armbruster et al., 1994; Muchhala & Potts, 2007; Waterman et al., 2011). Sin embargo, esta sobre-dispersión en los sitios de depósito de polen ha sido confirmada en sólo dos sistemas en los que especies de un mismo género coexisten: *Stylidium* Sw. ex Willd. (Stylidiaceae) en el oeste de Australia y *Burmeistera* H.Karst. & Triana (Campanulaceae) en Ecuador y Costa Rica (Armbruster et al., 1994; Muchhala & Potts, 2007).

A diferencia de los rasgos de ajuste morfológico con el cuerpo del polinizador que determinan

el lugar de depósito de polen, aquellos rasgos florales que son utilizados como señales o atrayentes (por ejemplo color, forma del limbo o composición química del perfume), y que son preferidos por un determinado agente polinizador, tienden a convergir dentro de una comunidad. Este fenómeno de convergencia en un determinado rasgo o conjunto de rasgos florales resultante de la selección mediada por polinizadores conduciría a comunidades en las que las especies de plantas son fenotípicamente más similares a lo esperado por azar (Pauw, 2006; Waterman et al., 2011). En el caso particular de las flores adaptadas a la polinización por esfingidos nocturnos (Lepidoptera, Sphingidae), se observa que tanto las señales visuales (i.e. corolas estrelladas de coloración clara) como las olfativas (i.e. emisión de perfumes agradables e intensos en horario nocturno dominados por terpenos acíclicos y alcoholes aromáticos) —que permiten que los polinizadores localicen las flores en casi completa oscuridad— han evolucionado de manera independiente en especies de plantas pertenecientes a una gran diversidad de familias (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1975; Haber & Frankie, 1989; Knudsen & Tollsten, 1993; Raguso et al., 2006; Goyret et al., 2008; Schlumpberger et al., 2009; Kaczorowski et al., 2012). Por otro lado, las interrelaciones entre las especies de plantas esfingófilas y los esfingidos que las polinizan han servido como modelo clásico referido a la especialización y a la coevolución, ya que entre ellas se encuentran ejemplos extremos de una especialización morfológica recíproca (Nilsson et al., 1987; veáanse también las referencias citadas por Arditti et al., 2012). La estrategia tradicionalmente considerada decisiva en la especialización floral de las plantas esfingófilas, por su impacto en el éxito reproductivo y por su eficacia en excluir a otros visitantes de lengua corta, ha sido el desarrollo de

grandes distancias entre las piezas fértiles y el néctar (i.e. longitud operativa; Darwin, 1862; Nilsson et al., 1985; Haber & Frankie, 1989; Whittall & Hodges, 2007). Estas longitudes operativas extremadamente largas de las flores se corresponden en mayor o menor medida con la longitud de las probóscides de sus polinizadores en diferentes comunidades estudiadas (Nilsson et al., 1985; Haber & Frankie, 1989; Wasserthal, 1997; Agosta & Janzen, 2005; Anderson et al., 2010; Martins & Johnson, 2013). Asimismo, dependiendo de la arquitectura floral que presenten las especies, estas longitudes operativas pueden estar condicionadas por la presencia de tubos largos o espolones florales, o por estambres largos y estigmas exsertos. El tubo puede estar formado por diversas partes florales, a saber: corola (Apocynaceae: *Mandevilla* Lindl., Solanaceae: *Nicotiana* L.), espolones derivados de pétalos o tépalos (Orchidaceae: *Habenaria* Willd.; Ranunculaceae: *Aquilegia* L.), hipanto (Onagraceae: *Oenothera* L.), o ser un tubo formado por pétalos adpresos (Bromeliaceae: *Tillandsia* L.). La mayoría de las especies esfingófilas presentan flores de arquitectura hipocrateriforme con una entrada al tubo muy angosta que obliga a los esfingidos a introducir sólo su probóscide en la flor y libar el néctar en vuelo. En este tipo de arquitectura, el polen puede depositarse ya sea sobre la probóscide cuando los estambres están incluidos en el tubo floral, o sobre el cuerpo del polinizador cuando los estambres son exsertos. Otras especies de plantas esfingófilas presentan tubos más anchos, como es el caso de las flores infundibuliformes presentes en algunas especies de solanáceas y cactáceas, que permiten que el cuerpo de los esfingidos se introduzca de forma parcial o total en las flores cuando éstos se alimentan, y el polen se deposita todo alrededor del cuerpo del visitante (por ejemplo en especies de *Datura* L. y *Echinopsis* Zucc., respectivamente). Otras, en cambio, carecen de tubos florales, como es el caso de las flores peniciladas de algunas fabáceas [*Caesalpinia gilliesii* (Wall. ex Hook.) Dietr.], especies de *Albizia* Durazz.] y caparíceas (especies de *Capparis* L.) que depositan el polen ventralmente sobre las alas y el cuerpo. De este modo, las especies de plantas esfingófilas que coexisten en una comunidad y que comparten el elenco de polinizadores pueden estar experimentando desplazamiento de sus caracteres florales, ya

sea en la arquitectura floral que determina el sitio del cuerpo del polinizador donde el polen será depositado, o en el largo del tubo floral que determina que el polen sea depositado a diferentes alturas sobre la probóscide de los esfingidos.

Sobre la base de estos antecedentes, los objetivos de este trabajo son: 1) determinar si las longitudes operativas de las flores polinizadas por esfingidos en Argentina subtropical se corresponden con la longitud de las probóscides de los polinizadores y 2) evaluar si la diversidad de sitios de depósito de polen en el cuerpo de los polinizadores se halla sobredispersa en diferentes comunidades esfingófilas de Argentina subtropical. A diferencia de estudios previos, que evalúan este último fenómeno en diferentes especies de un mismo género (Armbruster et al., 1994; Muchhala & Potts, 2007), aquí lo abordaremos desde una perspectiva de comunidad mediante el registro de todas las especies de plantas utilizadas como fuentes de néctar por los esfingidos. Para esto se determinará el elenco de plantas nativas polinizadas por esfingidos en diferentes comunidades y se evaluará el rol que cumplen tanto la arquitectura floral como la longitud operativa de estas especies de plantas esfingófilas en la remoción y depósito de polen sobre el cuerpo de sus polinizadores. En particular, se espera que diferentes arquitecturas florales determinen que el polen sea depositado en diferentes sitios del cuerpo de los esfingidos, mientras que diferencias en las longitudes operativas de las flores conduzcan a que el polen se deposite a diferentes alturas sobre la probóscide de los polinizadores.

MATERIALES Y MÉTODOS

Determinación del elenco de plantas polinizadas por esfingidos. Las observaciones se realizaron en 33 localidades de Argentina subtropical (Fig. 1, Apéndice 1). Se determinó el elenco de plantas polinizadas por esfingidos mediante tres aproximaciones diferentes. En primer lugar, en cada comunidad se realizaron observaciones directas de visitas a las flores en aquellas especies que se encontraban en flor aproximadamente entre las 19:00 y 01:00 h y, siempre que fue posible, se tomaron fotografías y se filmó el comportamiento de los esfingidos. En cada localidad se recolectó

material vegetal de referencia para su determinación que fue depositado bajo el nombre de recolector Andrea A. Cocucci (AAC) en CORD (Thiers, 2014). Como segunda aproximación, se capturaron los esfingidos atraídos mediante dos trampas de luz distantes entre sí aproximadamente 25 m. Cada trampa se equipó con dos lámparas mezcladoras de 150 W y un paño blanco de 1,5 x 1,5 m dispuesto en forma vertical. Los esfingidos se capturaron utilizando frascos mortíferos de boca ancha que contenían papel absorbente que se reemplazó de manera frecuente con el fin de evitar la contaminación con polen entre los individuos capturados. Los esfingidos se mantuvieron en sobres entomológicos individuales y luego se inspeccionaron bajo una lupa binocular para constatar si transportaban polen en diferentes partes del cuerpo (probóscide, alas, tórax, abdomen y patas). Se realizaron preparaciones permanentes en gelatina glicerinada selladas con parafina del polen encontrado sobre los insectos. Los diferentes tipos polínicos hallados se identificaron con un atlas palinológico de referencia elaborado con muestras de polen extraídas de especies de plantas que estaban en flor en las inmediaciones de las localidades de estudio (según Kislev et al., 1972; Haber & Frankie, 1989; Darrault & Schlindwein, 2002). En tercer lugar, se evaluó la visita de esfingidos a las flores mediante la inspección de los estigmas de flores frescas bajo una lupa de mano (20 x18 mm) para constatar la presencia de escamas dejadas por los esfingidos (Nilsson & Rabakonandrianina, 1988). Estos tres tipos de registros se complementaron con registros de polinización por esfingidos nocturnos citados por otros autores.

Longitud operativa de las flores y de la probóscide de los polinizadores. En cada localidad de estudio se midió, con calibre digital, la longitud operativa de las flores, i.e. la longitud del tubo corolino en especies hipocrateriformes y tubulares, y la distancia que separa las piezas fértiles del néctar en especies peniciladas, infundibuliformes, papilionadas y bilabiadas. En aquellas especies que presentaron verticilos fértiles de diferentes longitudes con respecto al tubo floral (i.e. exsertos o inclusos) se midió tanto la longitud del tubo floral como la altura a la que se disponían las anteras (LA) y los estigmas (LG). En el caso de las espe-

cies de Apocynaceae, donde los verticilos fértiles se encuentran soldados formando un cono antral (CA) se midió la altura de este último. En el caso de *Habenaria gourlieana* se midió la longitud del espolón nectarífero (ES). Finalmente, en *Heterophyllaea pustulata*, que presenta flores con pistilos de diferentes longitudes las mediciones se realizaron tanto en las flores longistiladas (long) como en las brevistiladas (brev). En aquellas especies en las que se realizaron varias medidas de longitud operativas, sólo se utilizó el máximo valor para el análisis de correlación y los modelos nulos que se explican a continuación (véase Tabla 2). En aquellos casos en los que no se hallaron en el campo suficientes individuos en flor o cuando las flores se hallaron en estado senescente (e.g. especies de cactáceas), las mediciones se complementaron a partir de ejemplares de herbario depositados en CORD y LIL (Thiers, 2014) procedentes de las mismas localidades de estudio o en localidades cercanas. Se midió la longitud operativa en 1 a 37 flores de 1 a 186 individuos por especie, dependiendo del número de flores abiertas y del número de individuos presentes en cada localidad y/o de la cantidad de ejemplares de herbario disponibles para cada especie. Para los nombres de las especies de plantas se siguió a Zuloaga & Morrone (2014). Además, se midió la longitud de la probóscide de los esfingidos capturados con un calibre digital (0,01 mm) los que se identificaron a nivel de especie (Kitching et al. 2013; Moré et al. 2005).

Se realizó una correlación de Spearman (Zar, 2010) entre la longitud operativa media de las flores de cada especie y la longitud media de la probóscide de todos los individuos de las especies de polinizadores que transportaban polen de la respectiva especie de planta en la probóscide con el fin de determinar si estas variables se encuentran asociadas. Sólo se utilizaron para este análisis aquellas especies de plantas de las cuales se identificó el ensamble de esfingidos polinizadores ($n = 23$, Tabla 2), y se excluyeron aquellas especies en las que la polinización por esfingidos se constató a partir de escamas depositadas en el estigma o por observaciones nocturnas de visitas en las que no pudo identificarse la especie de esfingido.

Arquitectura floral. Se clasificaron las especies esfingófilas de acuerdo a su arquitectura floral se-

gún un criterio funcional que integra los siguientes aspectos: a) forma de la corola o parte equivalente del perianto, b) ubicación de la superficie atractiva, c) exposición de los verticilos fértiles y d) disposición sectorial de los verticilos fértiles (Tabla 1, Fig. 2). Este último aspecto hace referencia a si las piezas fértiles se encuentran dispuestas de forma simétrica y equidistante (i.e. “circular” como en *Nicotiana longiflora*) o si lo hacen de forma asimétrica (i.e. “ventral” como en *Bauhinia mollis*, “dorsal” como en *Craniolaria integrifolia* o “lateral” como en *Habenaria gourlieana*). Asimismo, en cada comunidad estudiada se clasificó a las especies esfingófilas presentes en cuatro categorías según el patrón de depósito/remoción del polen sobre el cuerpo de los esfingidos: difuso en todo el cuerpo (flores del tipo infundibuliforme), región dorsal del cuerpo incluyendo la región dorsal de la cabeza (flores bilabiadas), región ventral del cuer-

po incluyendo las patas y parte ventral de las alas (flores peniciladas, hipocrateriformes con las piezas fértiles exsertas y papilionadas) y probóscide (flores tubulares e hipocrateriformes con las piezas fértiles inclusas). Sobre la base de observaciones de campo, el depósito/remoción de polen de *Barnadesia odorata*, que presenta flores cortas de arquitectura bilabiada en el margen del capítulo y ligulada en el centro, se clasificó como si todas las flores fueran hipocrateriformes (sobre la probóscide de los polinizadores).

Así, se elaboró una matriz de las diferentes localidades muestreadas en función del número de especies de plantas que mostraron diferentes patrones de depósito de polen sobre el cuerpo de los esfingidos (disponible por solicitud al autor correspondiente).

Modelos nulos para evaluar la partición del nicho de polinización. Para determinar si las especies de plantas minimizan la interferencia de

Tabla 1. Clasificación de la arquitectura floral de especies esfingófilas y patrones asociados de remoción-depósito de polen sobre el cuerpo del polinizador. La arquitectura floral se define siguiendo un criterio funcional que integra: a) forma del perianto; b) ubicación de la superficie atractiva en los pétalos u órganos equivalentes; c) exposición de los verticilos fértiles; y d) disposición sectorial de las piezas fértiles.

Arquitectura	Perianto (forma)	Superficie atractiva	Verticilos fértiles (exposición)	Verticilos fértiles (disposición)	Patrón de remoción-depósito de polen
Infundibuliforme	Tubo desarrollado y limbo reducido	Interna (Adaxial)	Inclusos	Circular o ventral	Todo el cuerpo
Tubular	Tubo desarrollado y limbo reducido	Externa (Abaxial)	Inclusos	Circular o dorsal	Toda la probóscide
Papilionada	Sin tubo o con tubo y limbo desarrollados	Interna (Adaxial)	Exsertos o inclusos	Ventral	Región ventral del cuerpo
Hipocrateriforme con verticilos fértiles inclusos	Tubo y limbo desarrollados	Interna (Adaxial)	Inclusos	Circular	Probóscide
Hipocrateriforme con verticilos fértiles exsertos	Tubo y limbo desarrollados	Interna (Adaxial)	Exsertos	Circular	Región ventral del cuerpo
Bilabiada	Tubo y limbo desarrollados	Interna (Adaxial)	Exsertos o inclusos	Lateral o dorsal	Región dorsal del cuerpo y base de la probóscide
Penicilada	Sin tubo	Interna (Adaxial)	Exsertos	Circular	Región ventral del cuerpo

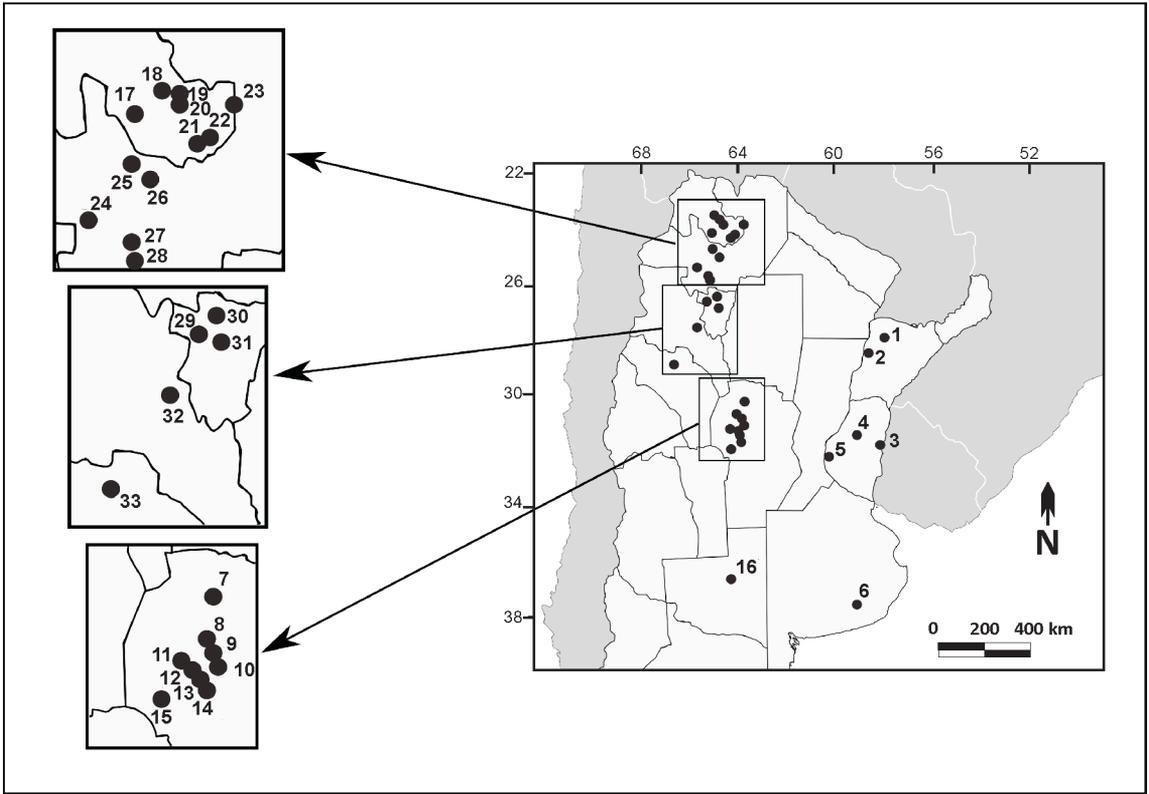


Fig. 1. Mapa del centro-norte de Argentina donde se señalan las 33 comunidades esfingófilas estudiadas. 1, Parque Nacional Mburucuyá; 2, Bella Vista; 3, Parque Nacional El Palmar; 4, Villaguay; 5, Diamante; 6, Tandil; 7, Quilino; 8, Agua de Oro; 9, Reserva La Quebrada; 10, Unquillo; 11, El Durazno; 12, Cuesta Blanca; 13, Camino San Nicolás; 14, Camino Alta Gracia; 15, Nono; 16, Reserva Luro; 17, Terma de Reyes; 18, San Francisco; 19, Camino Santa Clara; 20, Parque Nacional Calilegua; 21, El Fuerte; 22, Santa Bárbara; 23, La Estrella; 24, Cachi Adentro; 25, La Calderilla; 26, Quebrada del Toro; 27, Ampascachi; 28, Camino La Viña; 29, Ampimpa; 30, El Laurel; 31, San Javier; 32, Cuesta de la Chilca; 33, Anillaco.

polen impropio utilizando diferentes regiones del cuerpo de los polinizadores (probóscide, región ventral, región dorsal y difuso en el cuerpo), se determinó si la diversidad observada de sitios de depósito del polen es diferente de lo esperado por azar. Para esto se calculó la diversidad de los sitios de depósito presente en cada comunidad utilizando el índice de Shannon (H'). A partir de estos valores ($n=28$, excluyendo cinco comunidades en las que se registró solo una especie de planta) se calculó el valor promedio de diversidad observado que se comparó con la distribución de 1000 pseudo-valores obtenidos al azar. Cada uno de estos pseudo-valores

se obtuvo construyendo 28 comunidades con el mismo número de especies que las comunidades originales, pero asignando al azar el sitio de depósito de polen que caracteriza cada especie. Además, el mismo modelo nulo se aplicó para determinar si las especies de plantas minimizan la interferencia de polen dentro de cada comunidad. En estos casos se utilizó el valor observado de diversidad de sitios de depósito de cada comunidad y se comparó cada uno de ellos con una distribución de 1000 pseudo-valores obtenidos utilizando el mismo número de especies de la comunidad original, pero con lugares de depósito de polen asignados al azar.

RESULTADOS

Por otro lado, para determinar si las especies de plantas evitan la interferencia por polen impropio utilizando diferentes longitudes operativas, y por lo tanto depositando el polen a diferentes alturas sobre la probóscide y cuerpo de los polinizadores, se construyó un segundo modelo nulo siguiendo lo propuesto por Muchhala & Potts (2007). Para esto se ordenaron las especies presentes en cada comunidad según sus longitudes operativas y se determinó la diferencia en longitudes entre especies consecutivas. El valor observado de diferencia en longitudes se calculó como el promedio de estas diferencias para las 28 comunidades ($n = 149$ pares de especies adyacentes, se excluyeron aquellas comunidades con una sola especie de planta) que se comparó con una distribución de 1000 pseudo-valores obtenidos al azar. Para construir cada uno de estos pseudo-valores, se re-muestraron las especies presentes en las 28 comunidades originales y se asignaron al azar a 28 pseudo-comunidades, con las cuales se calculó el valor promedio de diferencia de longitudes. La probabilidad de ocurrencia de las especies en las pseudo-comunidades fue proporcional al número de comunidades en que cada especie se encontraba presente. De este modo, una especie ampliamente distribuida tiene más probabilidad de ser re-muestrada que una especie que sólo se encontró presente en una localidad. Este mismo modelo nulo evalúa si las especies de plantas difieren en sus longitudes operativas dentro de cada comunidad. Se utilizaron los valores promedio de diferencia de longitud de cada comunidad y se comparó cada uno de ellos con una distribución de 1000 pseudo-valores obtenidos utilizando el mismo número de especies que la comunidad original, pero con largos operativos asignados al azar.

Por otro lado, debido a que si dos especies poseen diferente lugar de depósito pero igual longitud operativa no se observaría interferencia de polen, se aplicó el modelo nulo que evalúa si las especies de plantas difieren en sus longitudes operativas más de lo esperado por azar utilizando sólo aquellas especies que depositan el polen en la probóscide ($n = 22$ comunidades, incluyendo sólo aquellas comunidades que presentaban dos o más especies de plantas con depósito de polen en la probóscide).

Las rutinas de los modelos nullos mencionados previamente se crearon utilizando el programa R (R Core Team, 2013).

Especies de plantas polinizadas por esfíngidos. Se constató la visita de esfíngidos a las flores de 42 especies nativas pertenecientes a 14 familias (Tabla 2), ya sea por observaciones directas de visitas realizadas en las flores (23 especies de 8 familias), por la identificación del polen que los esfíngidos transportaron sobre sus cuerpos (25 especies de 14 familias) o por observaciones indirectas de visitas mediante el registro de escamas dejadas por los esfíngidos en los estigmas al visitar las flores (30 especies de 9 familias). A estas especies nativas, se suman otras cuatro especies exóticas: *Oenothera biennis* L. (Onagraceae), *Datura stramonium* L. (Solanaceae), *Lonicera japonica* Thunb., (Caprifoliaceae) y *Mirabilis jalapa* L. (Nyctaginaceae). Asimismo, la identificación de los tipos polínicos transportados por los esfíngidos se realizó en los 1.391 individuos capturados, los que pertenecen a 40 especies (Tabla 3). Varios tipos polínicos transportados por los esfíngidos, que representan aproximadamente el 1% del total, no pudieron ser identificados a nivel de género; entre éstos se encuentran varios pertenecientes a especies de Asteraceae (5 morfotipos), Cactaceae (1 morfotipo) y Fabaceae (4 morfotipos).

Se observó un amplio rango de variación tanto en la longitud operativa de las flores como en la longitud de la probóscide de los esfíngidos. Las especies de plantas presentaron en muchos casos flores con distancias operativas de gran longitud, superando los 10 cm (Tabla 2). Por otro lado, se observó un amplio rango de variación en la longitud de probóscide de los esfíngidos capturados, desde 15,49 mm en *Callionima grisescens* hasta 121,39 mm en *Manduca rustica* (Tabla 3).

Según las diferentes arquitecturas florales y longitudes operativas presentes en las plantas polinizadas por esfíngidos, los patrones de remoción-depósito de polen sobre el cuerpo de los polinizadores pueden clasificarse en: “verticalmente precisos” ya sea en paquetes discretos de polen sobre la probóscide (en especies de *Mandevilla*) u ojos (*Habenaria gourlieana*), sobre la región ventral (en especies de *Oenothera*) o de manera difusa sobre las alas (*Caesalpinia gilliesii*) o “verticalmente difusos” a lo largo de la probóscide (*Petunia axillaris*) o sobre todo el cuerpo (en especies de

Tabla 2. Especies polinizadas por esfingidos en Argentina subtropical según observación directa de esfingidos visitando las flores (tipo de registro 1), identificación del polen que los esfingidos transportaban sobre sus cuerpos (tipo de registro 2) y observación de escamas dejadas por los esfingidos en los estigmas de las flores (tipo de registro 3). Se indica la longitud operativa promedio de las flores (T, tubo; CA, altura del cono anterai; ES, espolón; LG, largo del estilo; LA, largo de los estambres; ES, largo del espolón; long, longistilada; brev, brevistilada), la arquitectura floral (I, infundibuliforme; B, bilabiada; Hi, hipocrateriforme con las piezas fértiles incluidas en el tubo corolino; He, hipocrateriforme con las piezas fértiles exsertas; Pe, penicilada; Pa, papilionada; T, tubular), los lugares de depósito de polen sobre el cuerpo de los esfingidos y las localidades donde fueron estudiadas según se enumeran en la Fig. 1.

Familia	Especie	Registro	Longitud operativa \pm desvío estándar en mm (Nro. individuos)		Arquitectura	Lugar de depósito de polen	Localidades
Apocynaceae	<i>Mandevilla longiflora</i> (Desf.) Pichon	2	T: 118,92 \pm 4,69 (6)	CA: 113,80 \pm 4,55 (6)	Hi	probóscoide	2
Apocynaceae	<i>Mandevilla petraea</i> (A. St.-Hil.) Pichon	1,2,3	T: 105,95 \pm 7,94 (13)	CA: 97,79 \pm 7,82 (13)	Hi	probóscoide	1,2,3,8,10,11,12,13,15
Apocynaceae	<i>Mandevilla laxa</i> (Ruiz & Pav.) Woodson	2,3	T: 44,18 \pm 3,34 (9)	CA: 32,06 \pm 2,28 (9)	Hi	probóscoide	13,17,18,21,22,31
Asteraceae	<i>Barnadesia odorata</i> Griseb.	2	T: 16,58 \pm 2,00 (4)		B	probóscoide	17,21,22,26
Bromeliaceae	<i>Tillandsia xiphioides</i> Ker. Gawl. var. <i>xiphioides</i>	2	T: 66,11 \pm 6,65 (5)		Hi	probóscoide	12
Cactaceae	<i>Cereus forbesii</i> Otto ex C. F. Först.	1,2,3		LG: 101,05 \pm 3,86 (2)	I	difuso	7,19
Cactaceae	<i>Echinopsis ancistrophora</i> Speg.	2,3	T: 137,28 \pm 51,83 (10)		I	difuso	17,21,22,26
Cactaceae	<i>Echinopsis leucantha</i> (Gillies ex Salm-Dick) Walp.	3	T: 163,70 \pm 9,65 (3)	LG: 144,9 (1)	I	difuso	32
Cactaceae	<i>Echinopsis silvestrii</i> Speg.	3(a)	T: 173,02 \pm 10,05 (2)	LG: 153,15 \pm 31,90 (2)	I	difuso	
Cactaceae	<i>Harrisia pomaniensis</i> (F. A. C. Weber ex K. Schum.) Britton & Rose subsp. <i>pomaniensis</i>	1,2,3	T: 110 (1)		I	difuso	7
Cactaceae	<i>Stetsonia comye</i> (Salm-Dick) Britton & Rose	1,2,3	T: 80 (1)		He	ventral	7

Tabla 2. Continuación.

Familia	Especie	Registro	Longitud operativa \pm desvío estándar en mm (Nro. individuos)			Arquitectura	Lugar de depósito de polen	Localidades
Cactaceae	<i>Trichocereus atacamentis</i> (Phil.) Backeb.	3(a)	T: 119,02 \pm 4,06 (8)	L.G: 99,05 \pm 6,49 (8)	LA: 108,72 \pm 5,01 (8)	I	difuso	24,29,32
Cactaceae	<i>Trichocereus candicans</i> (Gillies ex Salm-Dyck) Britton & Rose	3	T: 171,16 \pm 44,96 (6)	L.G: 167,48 \pm 39,38 (4)	LA: 137,58 \pm 40,06 (5)	I	difuso	12,15,33
Cactaceae	<i>Trichocereus fabrisii</i> R. Kiesling	3(a)	T: 140 (g)			I	difuso	
Cactaceae	<i>Trichocereus smrzianus</i> (Backeb.) Backeb.	3(a)	T: 126,69 \pm 1,59 (2)		LA: 97,67 (1)	I	difuso	
Cactaceae	<i>Trichocereus terscheckii</i> (Parrm. ex Pfeiff.) Britton & Rose	1,3(a)	T: 139,27 (1)	L.G: 200,34 (1)	LA: 185,54 (1)	I	difuso	21,22
Cactaceae	<i>Trichocereus thelegonoides</i> (Speg.) Britton & Rose	3(a)	T: 150 (g)			I	difuso	
Capparaceae	<i>Capparioidis tweediana</i> (Eichler) H. H. Iltis & X. Cornejo	1		L.G: 21,56 \pm 0,71 (2)	LA: 15,38 \pm 2,89 (2)	Pe	ventral	27
Caprifoliaceae	<i>Lonicera japonica</i> Thunb. **	1,2,3	T: 20,59 \pm 4,05 (2)	L.G: 37,28 \pm 3,10 (2)	LA: 34,37 \pm 4,26 (2)	B	dorsal	3,12
Convolvulaceae	<i>Ipomoea alba</i> L.	2,3	T: 103,93 \pm 7,18 (6)	L.G: 121,79 \pm 1,29 (3)	LA: 128,77 \pm 8,83 (6)	Hi	probóscide	2
Fabaceae	<i>Caesalpinia gilliesii</i> (Wall. ex Hook.) D. Dietr.	1,2,3		L.G: 107,91 \pm 6,67 (19)	LA: 97,96 \pm 5,58 (29)	Pe	ventral	2,7,8,9,10, 12,13,14,15, 16,24,27, 28,29,33
Fabaceae	<i>Bauhinia mollis</i> (Bong.) D. Dietr.	1,2		L.G: 83	LA: 65	Pa	ventral	
Malvaceae	<i>Ceiba chodatii</i> (Hassl.) Ravenna	1(b),2,3		L.G: 107,41 \pm 16,69 (9)	LA: 91,68 \pm 17,11 (9)	Pe	ventral	20

Tabla 2. Continuación.

Familia	Especie	Registro	Longitud operativa \pm desvío estándar en mm (Nro. individuos)			Arquitectura	Lugar de depósito de polen	Localidades
			T.	LG.	LA.			
Malvaceae	<i>Pseudobombax argentinum</i> (R. E. Fr.) A.Robyns	2		LG: 113,36 (1)	LA: 91,68 (1)	Pe	ventral	20,21,22,23
Martyniaceae	<i>Craniolaria argentina</i> Speg.	2,3	T: 123,86 \pm 2,14 (5)	LG: 150,62 \pm 2,80 (5)	LA: 147,33 \pm 2,22 (5)	B	dorsal	19,21,22,27
Nyctaginaceae	<i>Mirabilis jalapa</i> L. **	1,2,3	T: 33,86 \pm 6,09 (3)			He	ventral	11,12,13
Onagraceae	<i>Oenothera affinis</i> Cambess.	1,2,3	T: 102,70 \pm 0,58 (186)			He	ventral	2,3,8,9,10,11,12,13,14,15,16,33
Onagraceae	<i>Oenothera biennis</i> L.*	3	T: 45,58 \pm 7,38 (2)	LG: 59,48 \pm 12,18 (2)	LA: 56,90 \pm 14,20 (2)	He	ventral	11
Onagraceae	<i>Oenothera indecora</i> Cambess.	1,3	T: 33,25 \pm 4,95 (9)			He	ventral	15
Onagraceae	<i>Oenothera odorata</i> Jacq.	3	T: 24,72 \pm 1,57 (2)	LG: 49,51 \pm 6,82 (2)		He	ventral	15
Onagraceae	<i>Oenothera picensis</i> Phil subsp. <i>cordobensis</i> W. Dietr.	1,3	T: 48,53 \pm 4,30 (6)	LG: 66,75 \pm 4,91 (5)	LA: 66,10 \pm 5,27 (6)	He	ventral	11,15
Orchidaceae	<i>Habenaria gourleiana</i> Gillies ex Lindl.	1,2,3	ES: 120,08 \pm 10,15 (81)			B	dorsal	11
Rubiaceae	<i>Heterophyllaea pustulata</i> Hook. f.	2	T(long): 48,53 \pm 4,30 (6); T(brev): 48,53 \pm 4,30 (6)	LG(long): 66,75 \pm 4,91 (5); LG(brev): 66,75 \pm 4,91 (5)		Hi	probóscoide	17,21,22
Solanaceae	<i>Cestrum parqui</i> L'Hér.	1,2,3	T: 17,32 \pm 0,95 (1)			T	probóscoide	2,3,8,9,10,11,12,13,14,15,16,17,21,22,24,25,26,27,33
Solanaceae	<i>Datura ferox</i> L.	1,2(c)		LG: 37,64 \pm 1,64 (8)	LA: 39,70 \pm 1,89 (8)	I	difuso	

Tabla 2. Continuación.

Familia	Especie	Registro	Longitud operativa \pm desvío estándar en mm (Nro. individuos)		Arquitectura	Lugar de depósito de polen	Localidades
Solanaceae	<i>Datura innoxia</i> Mill.	1(e)	T: 178,65 \pm 12,78 (20)	LG: 134,78 \pm 9,05 (21)	I	difuso	
Solanaceae	<i>Datura stramonium</i> L.*	1(d)	T: 73,40 \pm 6,40 (4)		I	difuso	
Solanaceae	<i>Jaborosa integrifolia</i> Lam.	1(e), 2, 3	T: 56,34 \pm 6,26 (10)	LG: 55,95 \pm 6,41 (10)	Hi	probóscide	4, 5, 17
Solanaceae	<i>Jaborosa runcinata</i> Lam.	3	T: 14,46 \pm 1,11 (10)	LG: 13,87 \pm 1,46 (10)	Hi	probóscide	4, 5
Solanaceae	<i>Nicotiana alata</i> Link & Otto	1(f)	T: 83,35 \pm 13 (44)	LG: 77,04 \pm 3,52 (7)	Hi	probóscide	
Solanaceae	<i>Nicotiana longiflora</i> Cav.	1, 2, 3	T: 77,61 \pm 13,85 (46)	LG: 80,76 \pm 14,57 (36)	Hi	probóscide	5, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 17, 18, 20, 21, 22, 26, 28, 29
Solanaceae	<i>Nicotiana otophora</i> Griseb.	1, 2	T: 32,60 \pm 2,24 (21)		B	dorsal	18, 20
Solanaceae	<i>Nicotiana plumbaginifolia</i> Viv.	1(f)	T: 32,81 \pm 5,3 (6)		Hi	probóscide	
Solanaceae	<i>Nicotiana sylvestris</i> Speg. & Comes	1, 2, 3	T: 74,29 \pm 5,7 (6)	LG: 77,74 \pm 5,33 (6)	T	probóscide	19, 30
Solanaceae	<i>Petunia axillaris</i> (Lam.) Britton, Stern & Poggenb.	1, 2, 3	T: 65 \pm 6,18 (23)	LG: 73,98 \pm 23,28 (23)	Hi	probóscide	2, 3, 5, 6, 7, 8, 10, 12, 14, 15, 17, 21, 22, 27
Plumbaginaceae	<i>Plumbago scandens</i> L.	2	T: 20 (h)		Hi	probóscide	17, 21, 22
Verbenaceae	<i>Glandularia platensis</i> (Spreng.) Schnack & Covas	2	T: 27,48 \pm 1,16 (10)		Hi	probóscide	17, 21, 22

Referencias bibliográficas. (a) Schlumberger (com. pers.); (b) Gibbs & Semir (2003); (c) Mimosa (1999); (d) Grant (1983); (e) Vesprini & Galetto (2000); (f) Ippolito et al. (2004); (g) Kiesling (1978); (h) Kiesling (1993).

* especie introducida; ** especie cultivada.

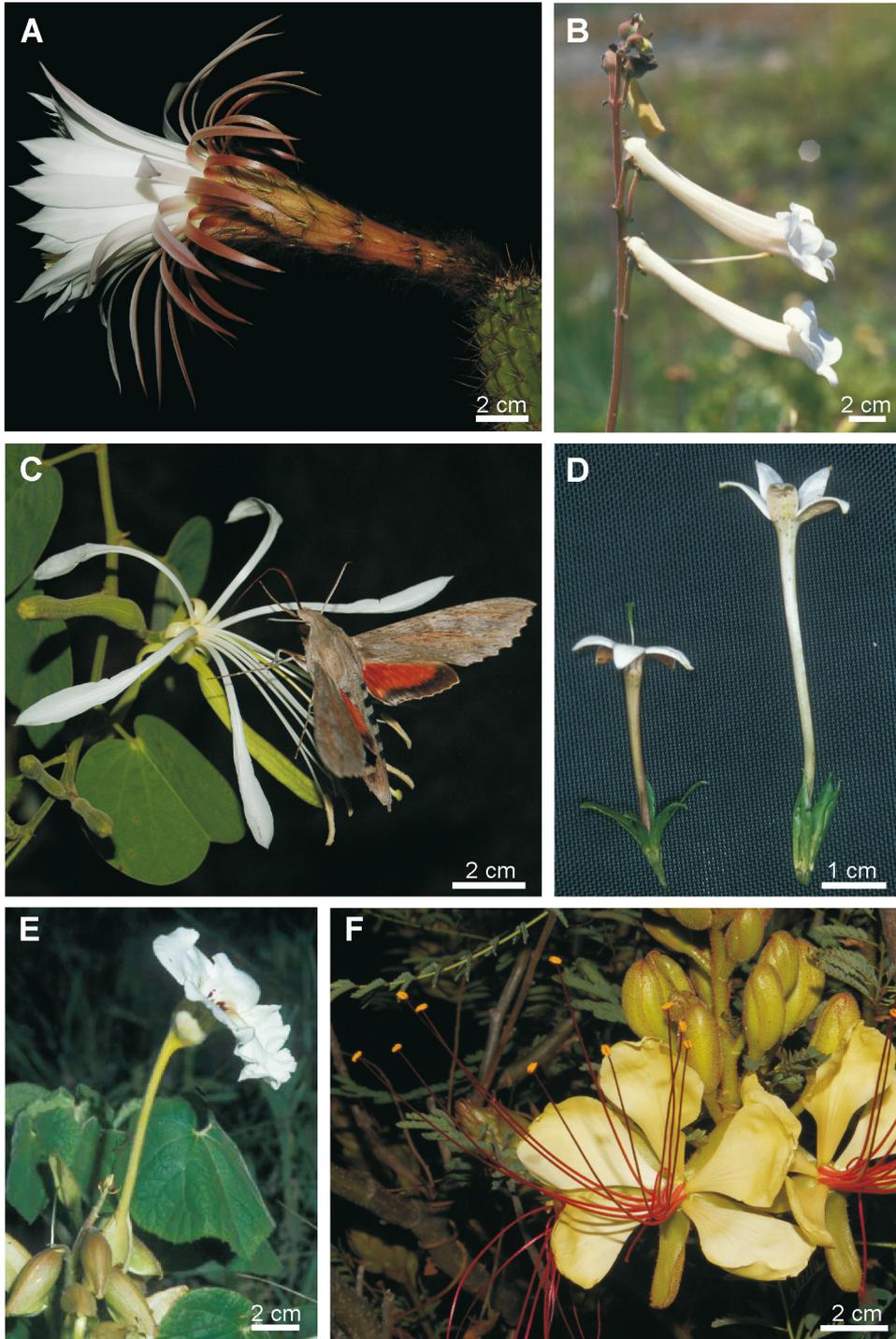


Fig. 2. Ejemplos de arquitecturas florales presentes en especies polinizadas por esfingidos en Argentina subtropical. **A.** Infundibuliforme: *Trichocereus candicans* (Cactaceae). **B.** Tubular: *Sinningia tubiflora* (Gesneriaceae). **C.** Papilionada: *Bauhinia mollis* (Fabaceae). **D.** Hipocrateriforme: *Heterophyllea pustulata* (Rubiaceae). **E.** Bilabiada: *Craniolaria integrifolia* (Martyniaceae). **F.** Penicilada: *Caesalpinia gilliesii* (Fabaceae). Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/568/596>.

Cactaceae con flores de arquitectura infundibuliforme; ver Fig. 3).

En general, se observó una correlación positiva y significativa entre la distancia operativa de las flores y la longitud media de la probóscide de los esfingidos polinizadores ($n = 23$ especies de plantas, $r_s = 0,65$; $p = 0,0004$; Fig. 4). Al identificar el tipo de arquitectura de cada especie de planta se observó que la longitud operativa de las especies nativas que presentaron arquitectura penicilada e infundibuliforme fue mayor que la longitud promedio de la probóscide de sus polinizadores (ver diagonal superior Fig. 4). La longitud operativa de las plantas que presentaron arquitectura hipocrateriforme y bilabiada fue variada, hubo valores tanto menores como mayores que la longitud promedio de la probóscide de sus polinizadores (Fig. 4). Sin embargo, especies como *Mandevilla longiflora*, *M. petraea* y *Habenaria gourlieana*, que presentan un depósito de polen verticalmente preciso sobre la probóscide u ojos de los esfingidos, mostraron longitudes operativas superiores a la longitud promedio de la probóscide de sus polinizadores.

Diferenciación de los sitios de depósito de polen y de la longitud operativa de las flores. La diversidad promedio entre comunidades de los sitios del cuerpo de los polinizadores donde el polen se depositó no difirió significativamente del valor promedio esperado por azar para todas las comunidades (H' observado = 0,8168; H' esperado = 0,8923, $P = 0,918$). Al examinar los resultados obtenidos en las comunidades individuales, nueve de las 28 comunidades presentaron una diversidad promedio de los sitios de depósito significativamente mayor que la obtenida bajo el modelo nulo (Quilino = 1,0114; Cuesta Blanca = 1,1683; Cno. Santa Clara = 1,3863; El Fuerte = 1,1570; Santa Bárbara = 1,1570; Cachi Adentro = 1,0042; Quebrada del Toro = 1,0550; Ampimpa = 1,0397 y Anillaco = 1,0549).

Por otro lado, la diferencia promedio de longitud operativa entre especies de plantas esfingófilas consecutivas en las 28 comunidades estudiadas no difirió significativamente del valor esperado por azar, ya sea cuando se consideran todas las arquitecturas florales (valor promedio observado = 18,11 mm; valor promedio esperado por azar = 18,21 mm) o sólo aquellas que depositan el polen

en la probóscide de los polinizadores (valor observado = 22,61 mm; valor promedio esperado por azar = 21,86 mm). Al examinar los resultados obtenidos en las comunidades individuales, sólo dos de las 28 comunidades presentaron una diferencia significativa en la longitud operativa mayor a la esperada por azar (Cuesta de la Chilca = 110 mm y Anillaco = 38 mm).

Finalmente, sólo en la comunidad de Anillaco se observó que tanto la diversidad de los sitios de depósito de polen como la diferencia de la longitud operativa de especies consecutivas difirieron significativamente de los valores obtenidos a partir del modelo nulo.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Especies de plantas polinizadas por esfingidos en Argentina subtropical. En este trabajo confirmamos la polinización por esfingidos nocturnos para un amplio espectro de plantas nativas de Argentina subtropical. Estos resultados, como los observados en otras comunidades de diferentes regiones (Haber & Frankie, 1989; Nilsson et al., 1987; Darrault & Schindwein, 2002; Alarcón et al., 2008; Martins & Johnson, 2013) muestran que las flores de longitudes operativas extremas se han especializado en un gremio de esfingidos con probóscides correspondientemente largas.

Sin embargo, este listado no es exhaustivo porque aún resta confirmar los agentes polinizadores de algunas especies de plantas que presentan flores con longitudes operativas de más de 10 cm de longitud, y que además presentan anthesis nocturna, perianto de coloración clara y emiten perfumes en horario nocturno, como por ejemplo *Hieronymiella clidanthoides* Pax (Amaryllidaceae), *Tanaecium cyrtanthum* (Mart. ex DC.) Bureau & K. Schum. (Bignoniaceae), *Jaborosa odonelliana* Hunz. (Solanaceae) y *Clerodendrum ekmanii* Moldenke (Verbenaceae). Según los rasgos morfológicos de las flores de estas especies solamente esfingidos con probóscides muy largas (mayores a los 11 cm de longitud) serían capaces de polinizarlas.

Arquitectura floral y patrones de depósito de polen sobre el cuerpo de los esfingidos. Las distintas arquitecturas florales han evolucionado

Tabla 3. Especies de esfingidos, número de individuos capturados durante los muestreos nocturnos utilizando trampas de luz y longitud media de la probóscide de cada especie. Para los nombres de las especies se siguió a Moré et al. (2005) y Kitching et al. (2013).

Especie	N° de individuos capturados	Longitud media de la probóscide ± error estándar (mm)
<i>Adhemarius gannascus</i> (Stoll, 1790)	12	23,99 ± 0,56
<i>Agrius cingulata</i> (Fabricius, 1775)	7	101,18 ± 2,37
<i>Callionima grisescens</i> (Rothschild, 1894)	78	15,49 ± 0,13
<i>Callionima innus</i> Rothschild & Jordan, 1903	3	17,65 ± 0,54
<i>Callionima nomius</i> (Walker, 1856)	1	17,29
<i>Erinnyis crameri</i> (Schaus, 1898)	3	38,34 ± 1,11
<i>Erinnyis ello</i> (Linnaeus, 1758)	19	35,74 ± 0,86
<i>Erinnyis impunctata</i> Rothschild & Jordan, 1903	1	37,56
<i>Erinnyis lassauxii</i> (Boisduval, 1859)	3	39,90 ± 2,19
<i>Erinnyis obscura</i> (Fabricius, 1775)	21	26,92 ± 0,42
<i>Erinnyis oenotrus</i> (Cramer, 1780)	13	38,94 ± 1,09
<i>Eumorpha analis</i> (Rothschild & Jordan, 1903)	17	43,34 ± 0,80
<i>Eumorpha fasciatus</i> (Sulzer, 1776)	5	45,08 ± 0,82
<i>Eumorpha labruscae</i> (Linnaeus, 1758)	7	54,99 ± 1,55
<i>Eumorpha neuburgeri</i> (Rothschild & Jordan, 1903)	35	45,04 ± 0,49
<i>Eumorpha triangulum</i> (Rothschild & Jordan, 1903)	1	41,02
<i>Euryglottis guttiventris</i> Rothschild & Jordan, 1903	14	65,85 ± 0,67
<i>Hyles euphorbiarum</i> (Guérin-Méneville & Percheron, 1835)	15	28,45 ± 1,00
<i>Hyles lineata</i> (Fabricius, 1775)	12	34,33 ± 1,02
<i>Lintneria aurigutta</i> (Rothschild & Jordan, 1903)	4	55,63 ± 7,19
<i>Lintneria maura</i> (Burmeister, 1879)	220	56,50 ± 0,32
<i>Lintneria phalerata</i> (Kernbach, 1955)	33	48,70 ± 0,53
<i>Madoryx oiclus</i> (Cramer, 1779)	1	47,24
<i>Manduca armatipes</i> (Rothschild & Jordan, 1916)	31	45,74 ± 0,67
<i>Manduca bergi</i> (Rothschild & Jordan, 1903)	90	56,16 ± 0,41
<i>Manduca diffissa</i> (Butler, 1871)	219	62,02 ± 0,54
<i>Manduca florestan</i> (Stoll, 1782)	16	56,67 ± 2,30
<i>Manduca rustica</i> (Fabricius, 1775)	20	121,39 ± 2,74
<i>Manduca scutata</i> (Rothschild & Jordan, 1903)	4	72,12 ± 2,48
<i>Manduca sexta</i> (Linnaeus, 1763)	70	97,75 ± 1,69
<i>Manduca stuarti</i> (Rothschild, 1896)	15	78,59 ± 1,23
<i>Manduca tucumana</i> (Rothschild & Jordan, 1903)	202	79,05 ± 0,32
<i>Pachylioides resumens</i> (Walker, 1856)	1	28,06
<i>Xylophanes ceratomioides</i> Grote & Robinson, 1866	6	35,97 ± 0,83
<i>Xylophanes chiron</i> (Drury, 1773)	2	46,01 ± 0,56
<i>Xylophanes docilis</i> (Butler, 1875)	1	37,58
<i>Xylophanes pluto</i> (Fabricius, 1777)	22	34,03 ± 0,64
<i>Xylophanes schreiteri</i> Clark, 1923	64	35,08 ± 0,32
<i>Xylophanes tersa</i> (Linnaeus, 1771)	94	30,77 ± 0,26
<i>Xylophanes titana</i> (Druce, 1878)	9	36,53 ± 0,64
N° total de individuos capturados	1391	

nado de manera convergente en grupos filogenéticamente aislados, por ejemplo flores peniciladas han evolucionado tanto en las fabáceas como en las malváceas (Endress, 1994) y han sido tempranamente reconocidas como un aspecto sobresaliente en la morfología funcional de las flores (Delpino, 1874; Knuth, 1906; Vogel, 1954). La clasificación morfológica aquí propuesta (véase Tabla 1) se basa en un criterio funcional que integra la forma del perianto, la ubicación de la superficie atractiva y la exposición y disposición de las piezas fértiles. Esta clasificación difiere de la propuesta previamente por Delpino (1874), donde las flores hipocrateriformes de las especies de *Nicotiana* y las flores bilabiadas de las especies de *Craniolaria* y *Habenaria gourlieana* son agrupadas conjuntamente en el grupo “Sifonofori e Macrosifoni”. La disposición de las piezas fértiles en estos dos grupos determina que el polen sea depositado sólo en la probóscide o en la parte dorsal del cuerpo del polinizador respectivamente. Las plantas esfingófilas aquí estudiadas presentan arquitecturas florales muy diferentes que se relacionan con la morfología funcional ya que determinan en qué parte del cuerpo del polinizador las anteras aplican el polen y los estigmas lo recogen (por ej. probóscide, parte ventral de las alas y del cuerpo, parte dorsal de la cabeza). En el caso particular de los esfingidos, que presentan el cuerpo cubierto densamente de escamas, el transporte del polen sobre partes del cuerpo libres de escamas (por ejemplo la probóscide, los ojos y las espinas de las patas) evitaría o disminuiría la pérdida de polen (Cocucci et al., 2009). Igualmente, los sistemas precisos de remoción/depósito de polen, como los descritos para las especies de *Mandevilla*, que depositan cúmulos de polen a una altura fija de la probóscide (Moré et al., 2007), *Habenaria gourlieana*, que adhiere los polinarios a los ojos de los esfingidos (Singer & Cocucci, 1997), y *Caesalpinia gilliesii*, que deposita el polen sobre la región ventral de las alas (Moré et al., 2006), evitan la pérdida de polen y hacen más eficiente el proceso de polinización (Fig. 3).

Nueve de las 28 comunidades estudiadas presentaron una diversidad de los sitios de depósito significativamente mayor que la obtenida bajo el modelo nulo. Sólo en otros dos estudios se ha detectado una sobre-dispersión en la morfología floral

a nivel comunitario asociada a la utilización diferencial del cuerpo del polinizador para el depósito/remoción de polen: *Stylidium* (Stylidiaceae), género endémico del suroeste de Australia y polinado por abejas solitarias y bombílidos (Armbruster et al., 1994) y *Burmeistera* (Campanulaceae), género endémico en Ecuador y Costa Rica polinado casi exclusivamente por murciélagos (Muchhala, 2007; Muchhala & Potts, 2007). Ambos casos presentan sistemas de polinización muy precisos. En el caso de *Stylidium*, que presenta un mecanismo explosivo de depósito de polen, la variación en la longitud y disposición de la columna floral dentro de cada comunidad determina que el polen sea depositado de manera precisa en diferentes áreas del cuerpo de los polinizadores (por ej. dorsal, ventral o lateral; Armbruster et al. 1994). En el caso de *Burmeistera*, se demostró que la exsersión de las piezas fértiles en especies coexistentes es significativamente sobre-dispersa en relación con lo que debería esperarse por azar (Muchhala & Potts, 2007). Asimismo, experimentalmente se demostró que la morfología de la corola (ancha vs. angosta) determina que una mayor cantidad de granos de polen conoespecíficos sean depositados ya sea sobre los estigmas de flores de corolas anchas al ser polinizadas por murciélagos o sobre los estigmas de flores de corolas angostas al ser polinizadas por picafleres (Muchhala, 2007). Otros factores que no incluimos en nuestros análisis, como el escalonamiento en la fenología de floración, el horario de anthesis floral de especies coexistentes (Martins & Johnson 2013), o la utilización de señales florales distintivas como la morfología del limbo o composición química de los perfumes florales (Parachnowitsch et al., 2012; Kaczorowski et al., 2013), podrían evitar la competencia interespecífica entre especies de plantas coexistentes por la utilización diferencial de las especies de esfingidos presentes en cada comunidad como agentes polinizadores. Por último, si bien todas las especies de plantas aquí estudiadas son polinizadas principalmente por esfingidos, difieren en su grado de especialización. Especies generalistas, es decir polinizadas por muchas especies de esfingidos experimentarían menor competencia por sitios de depósito de polen que aquellas plantas especialistas, polinizadas por una o unas pocas especies de esfingidos.

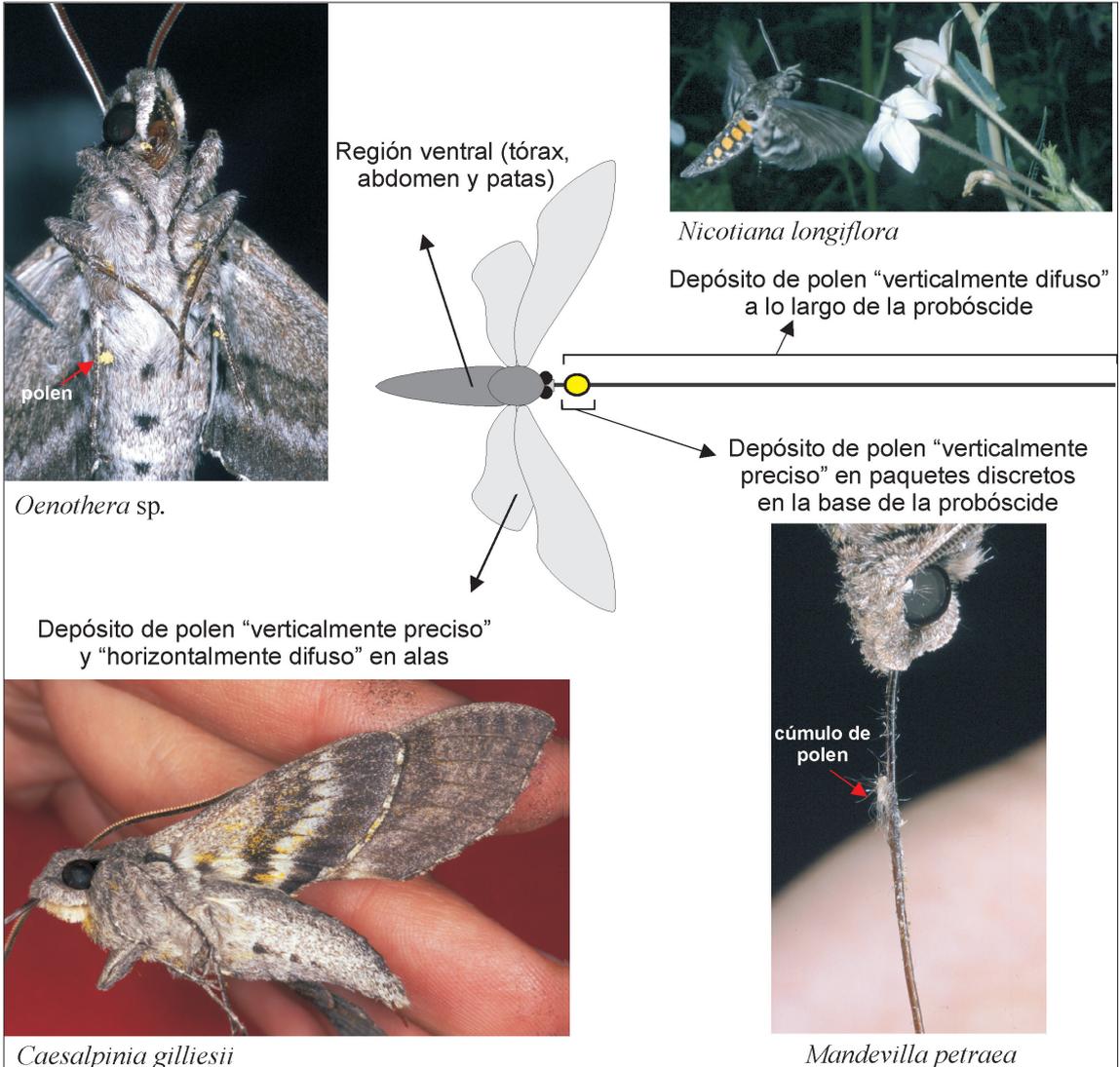


Fig. 3. Ejemplos de diferentes patrones de depósito de polen de las especies esfingófilas sobre el cuerpo de los esfingidos. Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/568/596>.

Arquitectura floral, longitud operativa de las flores y longitud de la proboscide de los polinizadores. Se observó una correlación significativa y positiva entre la longitud operativa promedio de las plantas esfingófilas y la longitud promedio de las probósides de los polinizadores (Fig. 4). Estos resultados, al igual que los observados en otras comunidades (Nilsson et al., 1987; Haber & Frankie, 1989; Darrault & Schlindwein, 2002;

Johnson et al., 2002; Agosta & Janzen, 2005), sugieren que las flores con longitudes operativas extremas se han especializado en esfingidos con probósides correspondientemente largas. Sin embargo, diferentes estudios demuestran la existencia de relaciones asimétricas planta-esfingido donde las especies de plantas de grandes longitudes operativas son polinizadas por una o unas pocas especies de esfingidos de probósides de gran longitud,

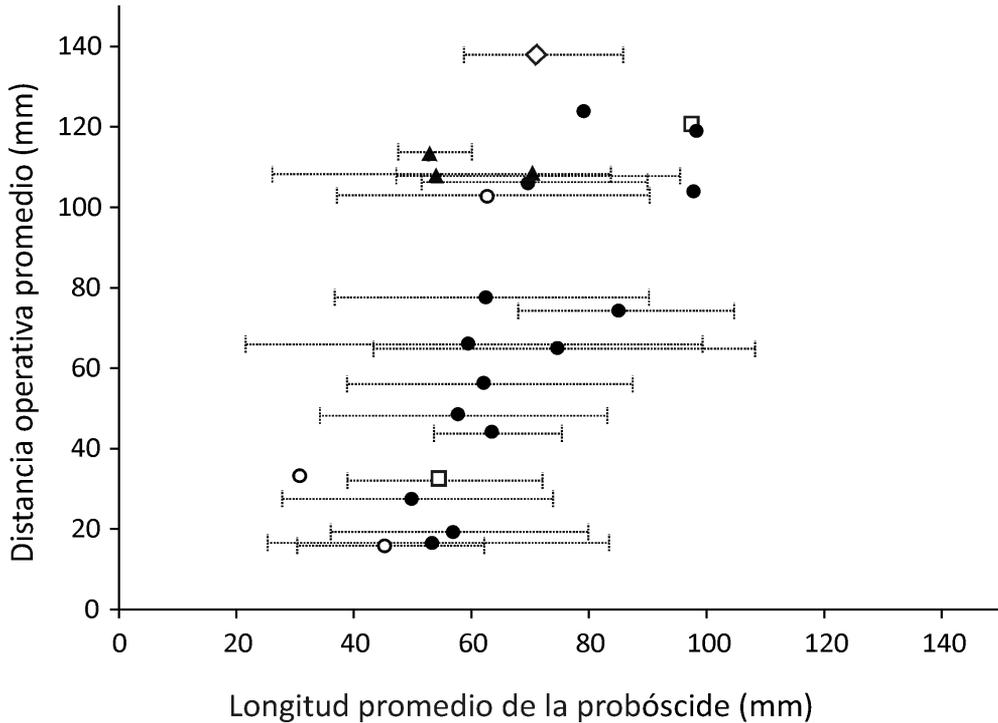


Fig. 4. Relación entre la distancia operativa promedio de las especies de plantas polinizadas por esfingidos y la longitud promedio \pm la desviación estándar de la probóscide de los esfingidos polinizadores ($r_s = 0,65$; $p = 0,0004$, $n = 23$). Los diferentes símbolos indican las arquitecturas florales de las especies de plantas (rombo = infundibuliforme, cuadrado = bilabiada, círculos negros = hipocrateriforme con verticilos fértiles inclusos, círculos blancos = hipocrateriforme con verticilos fértiles exsertos, triángulo = penicilada).

mientras que esfingidos de probóscides largas polinizan flores de longitudes operativas tanto cortas como largas (Cocucci et al., 2009; Martins & Johnson, 2013).

La arquitectura de tipo hipocrateriforme es la que se encuentra más ampliamente representada en las especies esfingófilas de Argentina subtropical, hallándose en 10 de las 15 familias donde se confirmó la polinización por esfingidos (Tabla 2). Las flores de las especies hipocrateriformes presentaron un amplio rango de longitudes operativas, desde 16 mm en *Barnadesia odorata* (Asteraceae) hasta 128 mm en *Ipomoea alba* (Convolvulaceae). Aquellas especies hipocrateriformes con piezas fértiles incluidas (que depositan el polen todo a lo largo de la probóscide) y con piezas fértiles exsertas (que depositan el polen en la región ventral de las alas, tórax, abdomen y patas)

presentaron longitudes operativas muy similares a la longitud media de la probóscide de sus polinizadores aunque también se observaron casos de longitudes operativas mayores y menores a la longitud media de la probóscide (Fig. 4). Nuestros resultados coinciden con los observados en otras comunidades esfingófilas, donde especies con tubos cortos son visitadas por esfingidos con probóscides tanto cortas como largas, mientras que especies con tubos largos restringen el espectro de visitantes a aquellos que poseen probóscides iguales o mayores que la longitud operativa de las flores (Nilsson et al., 1987; Haber & Frankie, 1989; Alarcón et al., 2008; Martins & Johnson, 2013). De este modo, las especies con tubos cortos experimentarían una competencia interespecífica fuerte con especies de tubos largos al tener una mayor probabilidad de transferencia de polen

impropio sobre sus estigmas (Rodríguez-Gironés & Santamaría, 2006, 2007). Por otro lado, las especies de tubos largos experimentarían selección direccional hacia tubos cada vez más largos ya que individuos con flores demasiado cortas, por falta de congruencia con visitantes de probóscides largas, no recibirían ni entregarían polen y estarían en desventaja reproductiva en comparación con los individuos de flores largas, que podrían recibir polen de polinizadores tanto de probóscides largas como medianas (Gregory, 1964; Miller, 1981; Feinsinger, 1983; Robertson & Wyatt, 1990; Johnson & Steiner, 1997; Nilsson, 1998; Moré et al., 2012).

Por otro lado, especies con flores peniciladas e infundibuliformes mostraron longitudes operativas mayores a la longitud promedio de la probóscide de los polinizadores (Fig. 4). En estos dos tipos de flores, es necesario que la longitud de la probóscide del polinizador sea menor o igual que la distancia operativa de las flores para que los esfingidos hagan contacto con las piezas fértiles ya sea al impactar con la región ventral de las alas y cuerpo en las flores peniciladas (Moré et al., 2006; Amorim et al., 2013) o al introducirse completamente en las flores infundibuliformes (Schlumpberger et al., 2009). En el caso de las flores bilabiadas, *Habenaria gourlieana*, que deposita los polinarios sobre los ojos de los esfingidos cuando estos introducen completamente sus probóscides en el espolón, mostró una longitud operativa mayor a la longitud media de la probóscide (Moré et al., 2012).

Sólo dos de las 28 comunidades estudiadas presentaron una diferencia en la longitud operativa mayor a la esperada por azar, por lo que la partición del nicho de polinización según la longitud operativa de las flores no ocurriría en la mayoría de las comunidades observadas. Probablemente, la inclusión en nuestro modelo de la fenología, tanto de las especies de plantas como de esfingidos, podría develar la existencia de la partición del nicho de polinización en diferentes partes del cuerpo y/o a diferentes alturas de la probóscide en las comunidades aquí estudiadas.

Las diferentes arquitecturas florales determinan diferentes patrones de depósito y remoción de polen en el cuerpo del polinizador y, además, la longitud operativa de las flores determina qué es-

pecies de esfingidos tienen acceso al néctar. Así, diferentes combinaciones de arquitecturas florales y un amplio rango de longitudes operativas de las flores de las diferentes especies presentes en una comunidad determinan patrones de depósito y remoción de polen verticalmente precisos (*C. gilliesii*, *H. gourlieana*, especies de *Mandevilla*) o verticalmente difusos (*Cestrum parqui*, *Nicotiana longiflora*, *Petunia axillaris*, *Tillandsia xiphoides*), los que tienen implicancia en la evolución de las flores de longitudes operativas extremas. Sin embargo, no encontramos que la diversidad promedio de sitios de depósito de polen como la diferencia promedio de longitud floral entre especies de plantas esfingófilas coexistentes difirieran significativamente de lo esperado por azar. Sólo unas pocas comunidades mostraron el uso diferencial del cuerpo de los esfingidos para el depósito/remoción de polen por parte de las plantas esfingófilas presentes (N= 9) y el depósito de polen a diferentes alturas sobre la probóscide de los polinizadores (N= 2). Estos resultados sugieren que otros factores, como el grado de generalización, diferencias en la fenología y/o la utilización de señales florales distintivas, podrían estar evitando la competencia por polinizadores entre especies de plantas coexistentes. Dado que en la mayoría de las comunidades los muestreos fueron esporádicos, la realización de nuevas observaciones abarcando el período completo de floración de las especies esfingófilas podría develar la presencia de patrones sobredispersos de depósito de polen sobre el cuerpo de los polinizadores.

AGRADECIMIENTOS

A Boris Schlumpberger por la captura de esfingidos. A Ian J. Kitching por su ayuda en la identificación de las especies de esfingidos. A Lilian Pasarelli y Cecilia Trujillo por su ayuda en la identificación de los tipos polínicos transportados por los esfingidos. A Mariano Devoto y un segundo revisor anónimo por la lectura crítica del manuscrito. Los autores son investigadores del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y agradecen la asistencia del CONICET y la Universidad Nacional de Córdoba por brindar las instalaciones y apoyo económico para la realización de este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Agosta, S. J. & D. H. Janzen. 2005. Body size distributions of large Costa Rican dry forest moths and the underlying relationship between plant and pollinator morphology. *Oikos* 108: 183-193. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13504.x>
- Alarcón, R.; G. Davidowitz & J. L. Bronstein. 2008. Nectar usage in a southern Arizona hawkmoth community. *Ecological Entomology* 33: 503-509. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2311.2008.00996.x>
- Amorim, F. W.; L. Galetto & M. Sazima. 2013. Beyond the pollination syndrome: nectar ecology and the role of diurnal and nocturnal pollinators in the reproductive success of *Inga sessilis* (Fabaceae). *Plant Biology* 15: 317-327. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00643.x>
- Anderson, B.; R. Alexandersson & S. D. Johnson. 2010. Evolution and coexistence of pollination ecotypes in an African *Gladiolus* (Iridaceae). *Evolution* 64: 960-972. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00880.x>
- Arditti, J.; J. Elliott, I. J. Kitching & L. T. Wasserthal. 2012. 'Good heavens what insect can suck it'— Charles Darwin, *Angraecum sesquipedale* and *Xanthopan morgani praedicta*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 169: 403-432. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01250.x>
- Armbruster, W. S.; M. E. Edwards & E. M. Debevec. 1994. Floral character displacement generates assemblage structure of Western Australian triggerplants (Stylidiaceae). *Ecology* 75: 315-329. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/1939537>
- Buzato, S.; M. Sazima & I. Sazima. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32: 824-841. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00621.x>
- Campbell, D. R. 1985. Pollinator sharing and seed set of *Stellaria pubera*: competition for pollination. *Ecology* 66: 544-553. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/1940403>
- Cocucci, A. A.; M. Moré & A. N. Sérsic. 2009. Restricciones mecánicas en las interacciones planta-polinizador: estudio de casos en plantas polinizadas por esfingidos, en R. Medel, M. Aizen & R. Zamora (eds), *Ecología y evolución de interacciones planta animal*, pp. 43-60. Santiago de Chile: Editorial Universitaria.
- Darrault, R. O. & C. Schlindwein. 2002. Esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) no Tabuleiro Paraibano, nordeste do Brasil: abundância, riqueza e relação com plantas esfingófilas. *Revista Brasileira de Zoologia* 19: 429-443. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0101-81752002000200009>
- Darwin, C. 1862. *On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects*. London: Murray.
- Delpino, F. 1874. Ulteriori osservazione e considerazioni sulla dicogamia del regno vegetale. Delle piante zoidifile. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali (Milano)* 16: 151.
- Endress, P. K. 1994. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Feinsinger, P. 1983. Coevolution and pollination, en D. J. Futuyma & M. Slatkin (eds.), *Coevolution*, pp. 282-310. Sunderland: Sinauer Associates Inc.
- Goyret, J.; M. Pfaff, R. A. Raguso & A. Kelber. 2008. Why do *Manduca sexta* feed from white flowers? Innate and learnt colour preferences in a hawkmoth. *Naturwissenschaften* 95: 569-576. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00114-008-0350-7>
- Grant, V. 1992. Floral isolation between ornithophilous and sphingophilous species of *Ipomopsis* and *Aquilegia*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 89: 11828-11831. DOI: <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.89.24.11828>
- Gregory, D. P. 1964. Hawkmoth pollination in the genus *Oenothera*. *Aliso* 5: 385-419.
- Haber, W. A. & G. W. Frankie. 1989. A tropical hawkmoth community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica* 21: 155-172. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2388706>
- Johnson, S. D. & K. E. Steiner. 1997. Long-tongued fly pollination and evolution of floral spur length in the *Disa draconis* complex (Orchidaceae). *Evolution* 51: 45-53. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2410959>
- Johnson, S. D.; T. J. Edwards, C. Carbutt & Potgieter C. J. 2002. Specialization for hawkmoths and long-proboscid fly pollination in *Zaluzianskya* section *Nycteria* (Scrophulariaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 138: 17-27. DOI: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1095-8339.2002.00005.x>
- Kaczorowski, R. L.; A. R. Seliger, A. C. Gaskett, S. K. Wigsten & R. A. Raguso. 2012. Corolla shape vs. size in flower choice by a nocturnal hawkmoth pollinator. *Functional Ecology* 26: 577-587. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.01982.x>
- Kitching, I. J.; C. R. Smith, V. Blagoderov, S. J. Sadler, R. P. W. Young & M. J. Scoble. [consulta: diciembre 2013]. CATE (Creating a Taxonomic e-Science). Sphingidae, version 1.3 (online), <http://www.cate-sphingidae.org>
- Kislev, M. E.; Z. Kraviz & J. Lorch. 1972. A study of hawkmoth pollination by a palynological analysis of the proboscis. *Israel Journal of Botany* 21: 57-75.
- Knudsen, J. T. & L. Tollsten. 1993. Trends in floral scent chemistry in pollination syndromes: floral scent composition in moth-pollinated taxa. *Botanical Journal of the Linnean Society* 113: 263-284. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8339.1993.tb00340.x>
- Knuth, P. 1906. *Handbook of flower pollination*. Oxford: Oxford University Press.

- Martins, D. J. & S. D. Johnson. 2013. Interactions between hawkmoths and flowering plants in East Africa: polyphagy and evolutionary specialization in an ecological context. *Biological Journal of the Linnean Society* 110: 199-213. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/bij.12107>
- Miller, R. B. 1981. Hawkmoths and the geographic patterns of floral variation in *Aquilegia caerulea*. *Evolution* 35: 763-774. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2408246>
- Moré, M.; I. J. Kitching & Cocucci, A. A. 2005. *Sphingidae: Esfingidos de Argentina. Hawkmoths of Argentina*. Buenos Aires: L.O.L.A. (Literature of Latin America).
- Moré, M.; A. N. Sérsic & A. A. Cocucci. 2006. Specialized use of pollen vectors by *Caesalpinia gilliesii*, a legume species with brush-type flowers. *Biological Journal of the Linnean Society* 88: 579-592. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00644.x>
- Moré, M.; A. N. Sérsic & A. A. Cocucci. 2007. Restriction of pollinator assemblage through flower length and width in three long-tongued hawkmoth-pollinated species of *Mandevilla* (Apocynaceae, Apocynoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 94: 485-504. DOI: [http://dx.doi.org/10.3417/0026-6493\(2007\)94\[485:ROPATF\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.3417/0026-6493(2007)94[485:ROPATF]2.0.CO;2)
- Moré, M.; F. W. Amorim, S. M. Benitez-Vieyra, M. A. Medina, M. Sazima & A. A. Cocucci. 2012. Armament imbalances: match and mismatch in plant-pollinator traits of highly specialized long-spurred orchids. *PLoS ONE* 7(7): e 41878.
- Muchhala, N. 2007. Adaptive trade-off in floral morphology mediates specialization for flowers pollinated by bats and hummingbirds. *The American Naturalist* 169: 494-504. DOI: <http://dx.doi.org/10.1086/512047>
- Muchhala, N. & M. D. Potts. 2007. Character displacement among bat-pollinated flowers of the genus *Burmeistera*: analysis of mechanism, process and pattern. *Proceedings of the Royal Society Series B* 274: 2731-2737. DOI: <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2007.0670>
- Murcia, C. & P. Feinsinger. 1996. Interspecific pollen loss by hummingbirds visiting flower mixtures: effects of floral architecture. *Ecology* 77: 550-560. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2265629>
- Nilsson, L. A. 1998. Deep flowers for long tongues. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 259-260. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01359-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01359-7)
- Nilsson, L. A.; L. Jonsson, L. Ralison & E. Randrianjohany. 1987. Angraecoid orchids and hawkmoths in central Madagascar: Specialized pollination systems and generalist foragers. *Biotropica* 19: 310-318. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2388628>
- Nilsson, L. A.; L. Jonsson, L. Rason & E. Randrianjohany. 1985. Monophyly and pollination mechanisms in *Angraecum arachnites* (Orchidaceae) in a guild of long-tongued hawk-moths (Sphingidae) in Madagascar. *Biological Journal of the Linnean Society* 26: 1-19. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.1985.tb01549.x>
- Nilsson, L. A. & E. Rabakonandrianina. 1988. Hawk-moth scale analysis and pollination specialization in the epilithic Malagasy endemic *Aerangis ellisii* (Reichenb. fil.) Schltr. (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 97: 49-62. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8339.1988.tb01686.x>
- Ollerton, J.; S. D. Johnson, L. Cranmer & S. Kellie. 2003. The pollination ecology of an assemblage of grassland asclepiads in South Africa. *Annals of Botany* 92: 807-834. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcg206>
- Parachnowitsch, A. L.; R. A., Raguso & A. Kessler. 2012. Phenotypic selection to increase floral scent emission, but not flower size or colour in bee-pollinated *Penstemon digitalis*. *New Phytologist* 195: 667-675. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04188.x>
- Pauw, A. 2006. Floral syndromes accurately predict pollination by a specialized oil-collecting bee (*Rediviva peringueyi*, Melittidae) in a guild of South African orchids (Coryciinae). *American Journal of Botany* 93: 917-926. DOI: <http://dx.doi.org/10.3732/ajb.93.6.917>
- Raguso, R. A.; B. O. Schlumpberger, R. L. Kaczorowski & T. P. Holtsford. 2006. Phylogenetic fragrance patterns in *Nicotiana* sections *Alatae* and *Suaveolentes*. *Phytochemistry* 67: 1931-1942. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.phytochem.2006.05.038>
- R Core Team. [consulta: diciembre 2013]. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, <http://www.R-project.org/>
- Robertson, J. L. & R. Wyatt. 1990. Evidence for pollination ecotypes in the yellow-fringed orchid, *Platanthera ciliaris*. *Evolution* 44: 121-133. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2409528>
- Rodríguez-Gironés, M. A. & L. Santamaría. 2006. Models of optimal foraging and resource partitioning: deep corollas for long tongues. *Behavioral Ecology* 17: 905-910. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/beheco/arl024>
- Rodríguez-Gironés, M. A. & L. Santamaría. 2007. Resource competition, character displacement, and the evolution of deep corolla tubes. *American Naturalist* 170: 455-464. DOI: <http://dx.doi.org/10.1086/520121>
- Schlumpberger, B. O.; A. A. Cocucci, M. Moré, A. N. Sérsic & R. A. Raguso. 2009. Extreme variation in floral characters and its consequences for pollinator attraction among populations of an Andean cactus. *Annals of Botany* 103: 1489-1500. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcp075>
- Silberbauer-Gottsberger, I. S. & G. Gottsberger. 1975. Über sphingophile Angiospermen Brasiliens. *Plant Systematics and Evolution* 123: 157-184. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/BF00989402>

- Singer, R. B. & A. A. Cocucci. 1997. Eye attached hemipollinaria in the hawkmoth and settling moth pollination of *Habenaria* (Orchidaceae): A study on functional morphology in five species from subtropical South America. *Botanica Acta* 110: 328-337. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1438-8677.1997.tb00648.x>
- Stebbins, G. L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I. Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307-326. DOI: <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.01.110170.001515>
- Thiers, B. [permanentemente actualizado, consulta 2014]. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium, <http://sweetgum.nybg.org/ih/>
- Vogel, S. 1954. Blütenbiologische Typen als Elemente der Sip-pengliederung. *Botanische Studien* 1: 1-338.
- Wasserthal, L. T. 1997. The pollinators of the Malagasy star orchids *Angraecum sesquipedale*, *A. sororium* and *A. compactum* and the evolution of extremely long spurs by pollinator shift. *Botanica Acta* 110: 343-359. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1438-8677.1997.tb00650.x>
- Waterman, R. J.; M. I. Bidartondo, J. Stofberg, J. K. Combs, G. Gebauer, V. Savolainen, T. G. Barraclough & A. Pauw. 2011. The effects of above- and belowground mutualisms on orchid speciation and coexistence. *American Naturalist* 177: E54-E68. DOI: <http://dx.doi.org/10.1086/657955>
- Whitall, J. B. & S. A. Hodges. 2007. Pollinator shifts drive increasingly long nectar spurs in columbine flowers. *Nature* 447: 706-710. DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/nature05857>
- Zar, J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*, 5th edition. New Jersey: Prentice Hall Inc.
- Zuloaga, F. O. & O. Morrone. [permanentemente actualizada, consulta: febrero 2014]. Flora del Cono Sur: Catálogo de las plantas vasculares. Buenos Aires, Argentina, <http://www2.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/FA.asp>.

Apéndice 1. Ubicación geográfica y fecha de los muestreos nocturnos para la captura de esfingidos utilizando trampas de luz y de la observación de visitas en las plantas. Se detalla la duración del muestreo y de la observación de visitas (en horas) y el tamaño de la muestra por localidad.

Nro.	Localidad (Provincia)	Fecha	Muestreo nocturno (h)	Observación de visitas (h)	Nro. de esfingidos capturados
1	PN Mburucuyá (Corrientes)	25-26/Ene/2002	4	6	3
		20-21/Nov/2003	5	4	12
2	Bella Vista (Corrientes)	22/Feb/2003	4	4	34
		18-19/Nov/2003	4	4	9
3	PN El Palmar (Entre Ríos)	16/Nov/2003	4	6	1
		17/Nov/2003	4	5	3
4	Villaguay (Entre Ríos)	10-11/Oct/2008	0	5	0
5	Diamante (Entre Ríos)	10-12/Oct/ 2009	0	18	0
6	Tandil (Buenos Aires)	12/Dic/2000	4	4	0
7	Quilino (Córdoba)	10-11/Ene/2005	5	4	13
8	Agua de Oro (Córdoba)	9/Nov/2000	4	4	0
9	Reserva La Quebrada (Córdoba)	17/Oct/2002	4	8	10
10	Unquillo (Córdoba)	12/Feb/2004	4	8	3
11	El Durazno (Córdoba)	3-4/Mar/2002	8	4	15
		22-23/Mar/2002	8	4	3
		10-12/Mar/2004	0	5	0
		14-15/Mar/2005	0	5	0
12	Cuesta Blanca (Córdoba)	2/Nov/2000	4	0	7
		3/Nov/2000	4	0	54
		21/Nov/2000	4	0	62
		8/Nov/2001	4	4	88
		25/Feb/2002	4	4	14
		24/Oct/2002	4	4	49
		7/Ene/2005	4	4	7
		8/Ene/2005	4	4	7
13	Cno. San Nicolás (Córdoba)	27/Nov/2002	4	4	35
14	Cno. Alta Gracia (Córdoba)	31/Oct/2002	4	4	9
15	Nono (Córdoba)	23-26/Oct/2004	12	18	12
16	Parque Luro (La Pampa)	23/Oct/2001	4	0	3

Apéndice 1. Continuación.

Nro.	Localidad (Provincia)	Fecha	Muestreo nocturno (h)	Observación de visitas (h)	Nro. de esfingidos capturados
17	Terma de Reyes (Jujuy)	22/Oct/2003	5	4	56
		8/Nov/2003	5	6	16
		9/Nov/2003	5	5	59
		25/Nov/2003	5	4	198
18	San Francisco (Jujuy)	20/Sep/2003	4	4	2
19	Cno. Santa Clara (Jujuy)	27/Nov/2001	4	4	27
20	Calilegua (Jujuy)	25/Nov/2000	4	4	20
		26/Nov/2000	4	4	33
		21/Feb/2001	4	4	30
		13/Oct/2001	4	4	11
21	El Fuerte (Jujuy)	23/Oct/2003	5	2	35
		7/Nov/2003	5	2	27
		24/Nov/2003	5	2	78
22	Santa Bárbara (Jujuy)	27/Nov/2000	4	4	117
		22/Feb/2001	5	4	78
23	La Estrella (Salta)	23/Feb/2001	5	4	13
24	Cachi Adentro (Salta)	11/Nov/2002	4	4	1
		17/Nov/2003	4	0	1
25	La Calderilla (Salta)	21/Nov/2003	4	4	8
26	Quebrada del Toro (Jujuy)	8/Dic/2003	4	4	4
27	Ampascachi (Salta)	7/Nov/2002	4	4	1
28	Cno. La Viña (Salta)	8/Nov/2002	4	4	10
29	Ampimpa (Tucumán)	6/Nov/2002	4	4	1
30	El Laurel (Tucumán)	28/Nov/2001	4	4	55
		10/Mar/2002	4	4	11
31	San Javier (Tucumán)	14-15/Mar/2002	4	4	3
32	Cuesta de la Chilca (Catamarca)	15-16/Mar/2003	4	4	7
33	Anillaco (La Rioja)	9-11/Oct/2003	10	6	0